

УДК 576.895.122 : 594.32 : 591.524.16 (268.45)

ЗАРАЖЕННОСТЬ САМЦОВ И САМОК МОЛЛЮСКОВ
РОДА LITTORINA (GASTROPODA, PROSOBRANCHIA)
ПАРТЕНИТАМИ ТРЕМАТОД НА ПОБЕРЕЖЬЕ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

К. В. Галактионов

В популяциях литторин на побережье Баренцева моря отмечена дифференциальная зараженность самцов и самок старших размерных классов партенитами трематод, вызывающих паразитарную кастрацию хозяев. У половозрелых самок рост экстенсивности инвазии с возрастом замедляется, в то время как у самцов заметно увеличивается. Показано, что если бы зараженность самок повышалась с возрастом в той же степени, что и у самцов, то это бы крайне отрицательно сказалось на воспроизведстве популяции литторин, так как самки старших размерных классов играют в этом процессе важную роль. Значение крупных самцов в поддержании репродуктивного потенциала популяции невелико, поэтому их высокая зараженность не оказывает существенного влияния на ее воспроизведение.

Паразитирование партеногенетических поколений многих видов трематод приводит к кастрации моллюсков (Гинецинская, 1968) и тем самым оказывает существенное влияние на воспроизведение их популяций. Поэтому для правильной оценки воздействия фактора паразитизма на структуру и динамику популяций моллюсков необходимо учитывать и дифференциальную зараженность самцов и самок хозяев, так как особи разного пола и разного возраста вносят неодинаковый вклад в репродукцию сообщества. Предпринята попытка оценить с позиций популяционной экологии обнаруженные различия в зараженности партенитами трематод самцов и самок моллюсков *Littorina saxatilis* и *L. nigrolineata* Баренцева моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Моллюски *L. saxatilis* (Oliv, 1792)¹ и *L. nigrolineata* (Gray, 1839) собраны в июне, августе, октябре и ноябре 1980 г. и в мае, июле и октябре 1981 г. на литорали губы Ярнышной (Восточный Мурман) рамкой площадью 0.25 м² (каждый раз по 3—4 пробы). Сбор моллюсков *L. saxatilis* в прибрежье о. Вайгач проводили в августе—сентябре 1981 г. с осушной зоны о. Красного и о. Большой Цинковый. У литторин определяли высоту раковины, а после вскрытия — пол, наличие или отсутствие зараженности партенитами трематод и вид паразита. Всего из губы Ярнышной обследовано 1406 экз. самцов и 1911 экз. самок *L. saxatilis* и 1597 экз. самцов и 1768 экз. самок *L. nigrolineata*, с о. Красного 388 экз. самцов и 468 экз. самок *L. saxatilis*, а с о. Большой Цинковый соответственно 313 и 379 экз.

При статистической обработке материала моллюсков в соответствии с высотой раковины разбивали на размерные классы с интервалом 1.0 мм: 4.0—4.9 мм (4); 5.0—5.9 мм (5) и т. д. Число классов зависело от размерного состава конкретной популяции и от наличия статистически достоверного материала для крайних размерных групп литторин. Пробы моллюсков из губы Ярнышной,

¹ Мы принимаем классификацию моллюсков видового комплекса *Littorina «saxatilis»*, предложенную Раффаэлли (Raffaelli, 1982).

взятые в разные месяцы, суммировались. Процентное соотношение самцов и самок разных размерных классов в популяциях в губе Ярнышной на протяжении всего периода исследования изменялось незначительно. В силу этого мы приводим обобщенные данные за 1980—1981 гг. Стандартные ошибки показателей ($P \pm m_p$) указаны на рисунках.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Во всех обследованных популяциях литторин наиболее часто встречающиеся паразитами были микрофаллиды группы «*pygmaeus*» (сем. Microphallidae). Среди них доминирует вид *Microphallus pygmaeus* (Levinsen, 1881) пesc Odhner, 1905; экстенсивность инвазии моллюсков *M. pseudopygmaeus* Galaktionov 1981, *M. triangulatus* Galaktionov, 1981 и *M. piriformes* (Odhner, 1905) Galaktionov, 1981 составляет не более 2—3 %. В меньшей степени литторины заражены партенитами *Podocotyle atomon* Rudolphi, 1809 (сем. Opescoelidae) и *Parvatremma* sp. (сем. Gymnophallidae) (в районе о. Вайгач этот вид не зарегистрирован). Кроме того, в изученных популяциях наблюдалась исчезающее малая зараженность некоторыми другими видами трематод (менее 1 %), которая в настоящем исследовании в расчет не принималась.

Таблица 1

Зараженность партенитами трематод самцов и самок моллюсков *Littorina saxatilis* и *L. nigrolineata* на различных участках побережья Баренцева моря

Пол моллюска	Вид паразита	Экстенсивность инвазии (%)			
		<i>L. saxatilis</i>	<i>L. nigrolineata</i>	<i>L. saxatilis</i>	<i>L. saxatilis</i>
		губа Ярнышная	губа Ярнышная	о. Красный	о. Большой Цинковый
Самцы	Микрофаллиды группы « <i>pygmaeus</i> »	18.8 ± 1.04	7.3 ± 0.65	12.3 ± 1.61	14.6 ± 2.47
	<i>Podocotyle atomon</i>	5.2 ± 0.59	5.1 ± 0.55	2.3 ± 0.76	2.0 ± 0.98
	<i>Parvatremma</i> sp.	8.2 ± 0.73	5.4 ± 0.57	—	—
	Всеми видами партенит	32.2 ± 1.25	17.8 ± 0.98	14.6 ± 1.79	16.6 ± 2.60
Самки	Микрофаллиды группы « <i>pygmaeus</i> »	19.6 ± 0.91	8.9 ± 0.68	12.2 ± 1.47	11.2 ± 2.07
	<i>Podocotyle atomon</i>	4.8 ± 0.49	4.8 ± 0.51	3.0 ± 0.79	2.2 ± 0.96
	<i>Parvatremma</i> sp.	0.3 ± 0.12	0.7 ± 0.20	—	—
	Всеми видами партенит	24.7 ± 0.98	14.4 ± 0.83	15.2 ± 1.66	13.4 ± 2.24

Партениты всех обнаруженных нами видов трематод вызывают паразитарную кастрацию литторин (Lauckner, 1980; Галактионов, Русанов, 1983). Редии *Parvatremma* sp. поражают почти исключительно самцов; зараженность споропластами микрофаллид группы «*pygmaeus*» и *Podocotyle atomon* практически одинакова у обоих полов изученных моллюсков (табл. 1). Различия удается обнаружить при рассмотрении экстенсивности инвазии самцов и самок литторин раздельно по размерным классам. Зараженность *L. saxatilis* партенитами трематод в губе Ярнышной возрастает параллельно с увеличением высоты раковины (т. е. с увеличением возраста хозяина) (рис. 1, а). Однако прирост экстенсивности инвазии примерно одинаков для самцов и самок только в размерных классах 4—10. У более крупных особей рост зараженности самок прекращается, а экстенсивность инвазии самцов продолжает закономерно увеличиваться и только у самых старых особей (с высотой раковины 14.0—17.0 мм) она, по-видимому, несколько стабилизируется. Та же самая тенденция в изменении зараженности самцов и самок моллюсков с возрастом прослеживается в популяциях *L. saxatilis* о. Красного и о. Большой Цинковый (рис. 2, а; 3, а) и в популяции *L. nigrolineata* губы Ярнышной (рис. 4, а).

Соотношение полов у них до определенного для каждой популяции размерного класса приблизительно 1 : 1, в дальнейшем процент самок начинает возрастать (рис. 1, б; 2, б; 3, б; 4, б). Эти данные свидетельствуют о большей средней продолжительности жизни самок литторин и увеличении смертности самцов с возрастом. Подобная картина наблюдается в популяциях многих животных и определяется меньшей устойчивостью особей мужского пола к воздействию неблагоприятных факторов внешней среды, в том числе и к паразитизму (Геодакян, 1974). Одним из проявлений этой закономерности в изученных нами популяциях *L. saxatilis* и *L. nigrolineata* является, по всей видимости, понижение резистентности к инвазии trematodами у самцов старших размерных классов. Действительно, различия в зараженности самцов и самок начинают обнаруживаться именно с того размерного класса (или, как в случае популяции *L. saxatilis* на о. Красном, последующего за ним), в котором впервые наблюдается сдвиг в соотношении полов от 1 : 1.

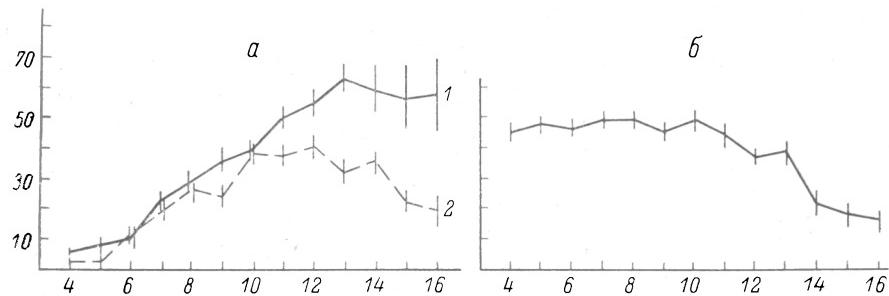


Рис. 1. Зараженность партенитами trematod и соотношение полов в популяции *L. saxatilis* в губе Ярнышной.

a — зараженность самцов и самок разных размерных классов. По оси абсцисс — размерные классы моллюсков; по оси ординат — зараженность (%). 1 — зараженность самцов; 2 — зараженность самок. *б* — возрастная динамика соотношения полов (доля самцов в разных размерных классах). По оси абсцисс — размерные классы моллюсков; по оси ординат — доля самцов в размерном классе (%).

Обнаруженные различия в зараженности самцов и самок литторин имеют, на наш взгляд, определенный биологический смысл. Количество отрождающейся молоди у *L. saxatilis* заметно увеличивается с возрастом самки (Матвеева, 1974). На литорали губы Ярнышной самки становятся половозрелыми, когда высота их раковины достигает 8—9 мм. В размерном классе 8 около 30 % незараженных самок содержат в выводковой камере зародыши, а в последующих классах этот показатель составляет уже 100 %. Учитывая это, можно рассчитать соотношение способных к репродукции самок разных размерных классов (для гипотетической ситуации полного отсутствия заражения) (табл. 2), основываясь на данных о размерном распределении всех самок в изучаемой популяции *L. saxatilis* (рис. 5, *a*). К сожалению, мы не располагаем собственными материалами по индивидуальной плодовитости самок этого вида разных размерных классов и поэтому воспользовались данными из статьи Матвеевой (1974, рис. 15, *b*, с. 111). Сопоставив их с численными значениями соотношения способных к репродукции самок в исследуемой популяции *L. saxatilis*, мы рассчитали тот вклад, который вносят особи каждого класса в общую плодовитость сообщества (табл. 2). Оказалось, что главную роль в воспроизводстве конкретной популяции моллюска играют самки размерных классов 9—14; существенно значение самых старых особей (размерные классы 15—16). Выполненные расчеты очень ориентировочные, однако и они достаточно ясно показывают, что если бы зараженность половозрелых самок литторин имела ту же тенденцию к увеличению с возрастом, что и у самцов, то репродуктивный потенциал популяции снизился бы значительно резче, чем это было обнаружено в действительности.

Самцы *L. saxatilis* в популяции из губы Ярнышной достигают половой зрелости (судя по степени развития пениса и гонад) раньше самок, начиная уже с размерного класса 6 (наши данные). Процент самцов с высотой раковины 13.0—17.0 мм в популяции незначителен (рис. 5, *b*) и роль их в поддержании репродуктивного потенциала сообщества, по-видимому, минимальна. Исследование системы скрещивания у литторин на побережье Северного моря показало, что

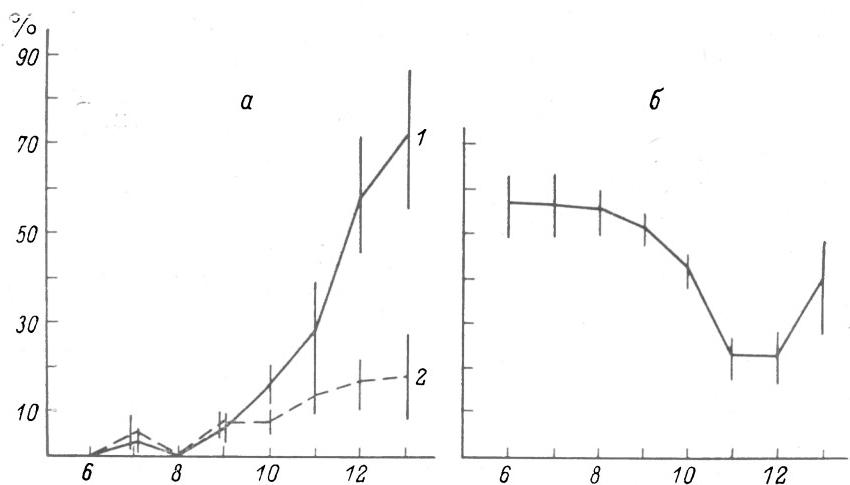


Рис. 2. Зараженность партенитами трематод и соотношение полов в популяции *L. saxatilis* на о. Большой Чинковый.

Обозначения такие же, как на рис. 1.

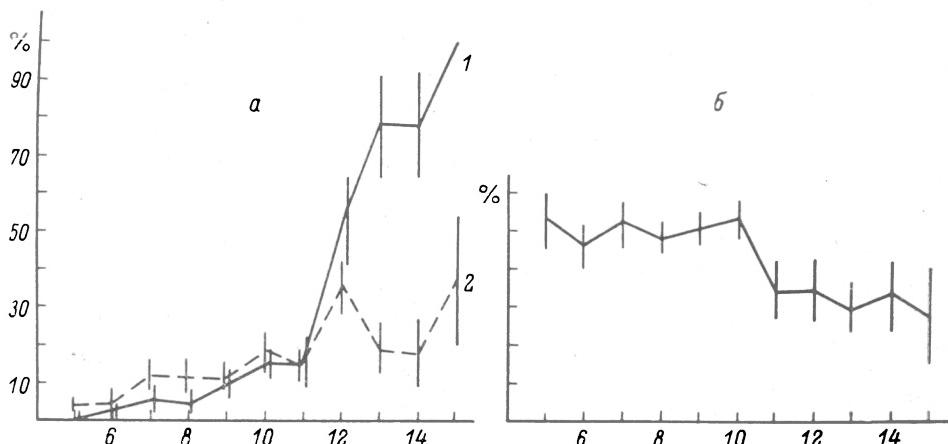


Рис. 3. Зараженность партенитами трематод и соотношение полов в популяции *L. saxatilis* на о. Красном.

Обозначения такие же, как на рис. 1.

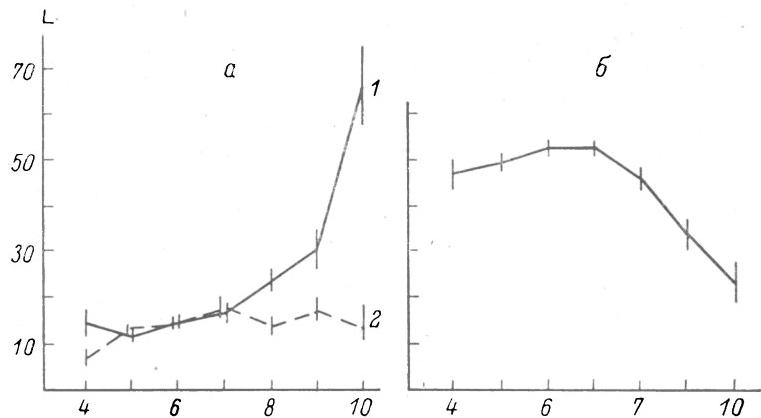


Рис. 4. Зараженность партенитами трематод и соотношение полов в популяции *L. nigrolineata* в губе Ярнышай.

Обозначения такие же, как на рис. 1.

Таблица 2

Расчет вклада самок *L. saxatilis* разных размерных классов в общую плодовитость популяции этих моллюсков в губе Ярнышной (Восточный Мурман) для гипотетического случая певного отсутствия инвазии партенитами трематод

Размерный класс по высоте раковины (мм)	Средний диаметр последнего завитка раковины (мм)	Индивидуальная плодовитость самки ¹	Соотношение способных к репродукции самок разных размерных классов в популяции (в %)	Вклад самок каждого размерного класса в общую плодовитость популяции (в %)
8	6.8 ± 0.24	40	6.6 ± 1.07	2.4
9	7.4 ± 0.32	60	22.6 ± 1.79	12.6
10	8.3 ± 0.40	90	17.5 ± 1.63	14.6
11	9.0 ± 0.26	110	16.2 ± 1.58	16.5
12	9.6 ± 0.31	130	12.7 ± 1.43	15.3
13	10.3 ± 0.18	150	9.8 ± 1.28	13.6
14	11.0 ± 0.42	170	7.6 ± 1.14	12.0
15	11.8 ± 0.38	190	4.2 ± 0.86	7.4
16	12.2 ± 0.47	210	2.8 ± 0.71	5.5

Приложение. ¹ Данные сняты с графика, приведенного в работе Т. А. Матвеевой (1974, рис. 15, б, с. 111), на котором указана зависимость между индивидуальной плодовитостью самок и диаметром последнего завитка раковины *L. saxatilis* на нижних горизонтах полузакрытой литорали Восточного Мурмана (т. е. соответствующей исследуемому участку в губе Ярнышной).

в копулирующих парах самки почти всегда превышают по размеру самцов (Linker, 1934). По нашим наблюдениям, среди крупных самцов нередко встречаются особи сrudиментарным пенисом, которые, очевидно, не принимают уча-

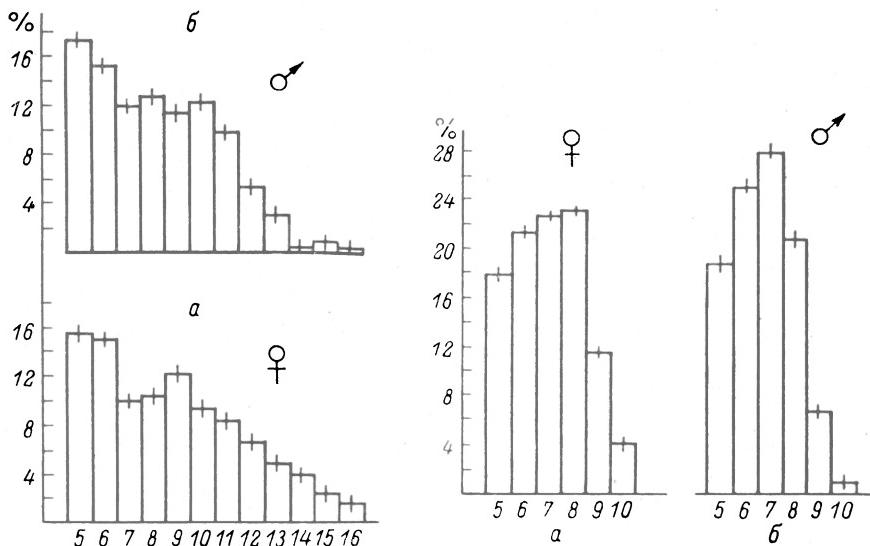


Рис. 5. Размерный состав популяции *L. saxatilis* в губе Ярнышной (в среднем за период исследования).

а — размерный состав самок; б — размерный состав самцов. По оси абсцисс — размерные классы моллюсков; по оси ординат — частота встречаемости размерного класса (%).

Рис. 6. Размерный состав популяции *L. nigrolineata* в губе Ярнышной (в среднем за период исследования).

Обозначения такие же, как на рис. 5.

стия в половых процессах. Все это заставляет предположить, что высокая зараженность самцов старших возрастных групп оказывает крайне малое воздействие на воспроизводство изученной популяции *L. saxatilis*.

Самки моллюсков *L. nigrolineata* в губе Ярнышной впервые делают кладки, когда высота их раковины достигает 6.5—7.0 мм (наши наблюдения). Особи

старших размерных классов (9—10) составляют существенный процент от числа половозрелых самок сообщества (рис. 6, а). Поскольку количество откладываемых яиц у этих моллюсков значительно увеличивается с возрастом (Hughes, 1980), то роль крупных самок в воспроизведстве популяции губы Ярнышной должна быть достаточно велика. Как раз, начиная с размерного класса 8, рост экстенсивности инвазии самок партенитами трематод прекращается (рис. 4, а). Самцы достигают половой зрелости при высоте раковины 5.5—6.0 мм (наши данные). Основу участвующих в воспроизведстве популяции самцов составляют размерные классы 6—8; процент более крупных особей в сообществе невелик (рис. 6, б). Именно у этих моллюсков наблюдается наивысшая экстенсивность инвазии партенитами трематод (рис. 4, а).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В литературе по трематодофауне морских моллюсков часто приводятся данные о суммарной зараженности самцов и самок (Lauckner, 1980). Эти материалы весьма противоречивы, что определяется различиями в географическом положении мест сбора моллюсков, видовом составе паразитов, характере патогенеза и т. п. Крайне редко дифференциаль но анализируется зараженность самцов и самок разных размерных классов. Похлей (Pohley, 1976) указывает, что на северном побережье США экстенсивность инвазии самцов *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* в старших размерных классах значительно превышает зараженность самок. Та же закономерность, но выраженная менее отчетливо, прослеживается и в популяциях *L. saxatilis* французского побережья пролива Ла-Манш (Com-bescot-Lang, 1976). Наши результаты практически полностью соответствуют данным этих авторов.

Различия в зараженности самцов и самок моллюсков могут быть одним из путей регуляции отношений в системе паразит-хозяин на популяционном уровне. Действительно, большинство (если не все) поселяющихся в морских гастроподах трематод вызывает паразитарную кастрацию и сокращение сроков жизни хозяев (Lauckner, 1980). При чрезвычайно высокой экстенсивности инвазии, которая нередко наблюдается у литоральных моллюсков, в частности у представителей *Littorina* (Кузнецова, Чубрик, 1950; Pohley, 1976; Галактионов, 1982), под угрозой находится само существование популяции, вследствие выпадения из репродуктивного цикла значительного числа производителей. По-видимому, в процессе эволюции вырабатывались компенсаторные механизмы, позволяющие при сохранении антагонистического характера взаимоотношений в паразито-хозяинной системе значительно снизить ущерб, наносимый сообществу хозяев в целом. Один из примеров такого рода регуляции, основанной на различиях в зараженности самцов и самок моллюсков-хозяев, демонстрируют изученные нами популяции литторин. Тоже самое, вероятно, имеет место и в сообществах *L. saxatilis* и *L. obtusata*, изученных Похлеем (Pohley, 1976), а, возможно, и у популяции *L. saxatilis* с побережья Ла-Манша (Com-bescot-Lang, 1976). Говорить о том, насколько универсален подобный механизм, пока еще преждевременно. Ясность в этот вопрос могут внести только дальнейшие исследования.

Литература

- Галактионов К. В. Сезонная динамика развития партенит микрофаллид группы «rugmaeus» (Trematoda: Microphallidae) в моллюсках *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* Баренцева и Белого морей. — В кн.: Планктон прибрежных вод Восточного Мурмана. Апатиты, 1982, с. 89—105.
- Галактионов К. В., Русаков Н. И. Некоторые экологические аспекты взаимоотношений в системе моллюски рода *Littorina*—партениты трематод на участке побережья Восточного Мурмана. — В кн.: Исследования биологии, морфологии и физиологии гидробионтов. Апатиты, 1983, с. 65—83.
- Теодакян В. А. Дифференциальная смертность и норма реакции мужского и женского пола. Онтогенетическая и филогенетическая пластичность. — Журн. общ. биол., 1974, т. 35, № 3, с. 376—385.
- Гинецкая Т. А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. — Л.: Наука, 1968. 410 с.

- Кузнецов В. В., Чубрик Г. К. Влияние зараженности личинками trematod на размеры продукции некоторых морских брюхоногих моллюсков. — ДАН СССР, 1950, т. 70, № 6, с. 1101—1104.
- Матвеева Т. А. Экология и жизненные циклы массовых видов брюхоногих моллюсков Баренцева и Белого морей. — В кн.: Сезонные явления в жизни Баренцева и Белого морей. Исследование фауны морей. Л., 1974, т. 13, № 21, с. 65—190.
- Combescot - Lang C. Etude des trematodes parasites de *Littorina saxatilis* (Olivi) et de leurs effets sur cet hôte. — Ann. parasitol. hum. et comp., 1976, t. 51, N 1, p. 27—36.
- Hughes R. N. Population dynamics, growth and reproductive rates of *Littorina nigrolineata* Gray from a moderately sheltered locality in North Wales. — J. exp. mar. Biol. Ecol., 1980, vol. 44, N 2—3, p. 211—228.
- Lauckner G. Diseases of Mollusca: Gastropoda. — In: Diseases of marine animals. Ed. O. Kinne. Chichester; New York; Brisbane; Toronto, 1980, vol. 1, p. 311—424.
- Linker O. Beiträge zur sexual Biologie der Littorinen. — Z. Morph. Ökol. Tiere, 1934, Bd 28, S. 170—177.
- Pohley W. J. Relationships among three species of *Littorina* and their larval digenae. — Mar. Biol., 1976, vol. 37, N 2, p. 179—186.
- Raffaelli D. Recent ecological research on some european species of *Littorina*. — J. moll. Stud., 1982, vol. 48, p. 342—354.

Мурманский морской
биологический институт

Поступило 15 XII 1983

THE INFECTION OF MALES AND FEMALES OF MOLLUSCS OF THE GENUS *LITTORINA*
(GASTROPODA, PROSOBRANCHIA) WITH PARTHENITES OF TREMATODES IN THE
BARENTS SEA COASTAL WATERS

K. V. Galaktionov

S U M M A R Y

In the populations of *Littorina saxatilis* and *L. nigrolineata* the infection of males and females with trematodes (resulting in the parasitary castration of the hosts) grows with the increase in the size (or age) of molluscs. With the definite size class the rise in the infection rate stops in females while it continues to increase noticeably in males. In the same size class differences in the sex proportion in littorines are noticed: the per cent of the female species increases and that of the male species decreases. It is shown that if the growth of the infection extensivity with age in females had the same tendency as in males, the existence of the littorines population would be threatened because the females of the senior size classes play an important part in the reproduction of the association. The role of big males in the supporting of the reproduction potential is not great and therefore their high infection rate does not influence much the reproduction of the population.